

Aus dem zoologischen Institut der Universität Breslau.

Das Auge der Wassersäugetiere.

Inaugural-Dissertation,

welche

nebst den beigefügten Thesen

mit Genehmigung der hohen

philosophischen Facultät der Königl. Universität Breslau

zur

Erlangung der philosophischen Doctorwürde

Sonnabend, den 27. Juli 1901, Mittags 11¾ Uhr

in der Aula Leopoldina

öffentlich verteidigen wird

August Pütter

cand. med.

Opponenten:

Herr **Th. Krumbach,**
Assistent am zool. Institut der Universität Breslau.
Herr **E. Fischer,** stud. phil.

Breslau
Buchdruckerei H. Fleischmann
1901

Trotz des grossen Umfanges, den die Litteratur über die Wassersäugetiere erreicht hat, sind unsere Kenntnisse vom Bau des höchsten Sinnesorganes dieser interessanten Tiere, vom Auge, sehr lückenhaft. Anatomische Beschreibungen, die einigermassen den Anforderungen der modernen Forschung entsprächen, fehlen überhaupt vollständig, was wir wissen sind einige, mehr oder weniger interessante Einzelheiten, ohne inneren Zusammenhang.

Ein sehr reichhaltiges, überaus wertvolles Material, das Herr Professor Kükenthal mir zur Verfügung stellte, liess mich den Versuch wagen, einen Teil dieser grossen Lücke unserer Kenntnisse auszufüllen. Wesentliche Bereicherung erfuhr das Material noch durch das liebenswürdige Entgegenkommen der Herrn Dr. Römer, Dr. Schaudinn und Professor Dr. Chun; allen diesen Herrn möchte ich an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aussprechen.

Aus den vier Ordnungen der Wassersäugetiere gelangten Vertreter von elf verschiedenen Spezies zur Untersuchung, meist sowohl erwachsene Tiere, als auch Embryonen.

Auf eine Darstellung der gesamten Ergebnisse dieser Untersuchungen, muss hier verzichtet werden, auch die allgemeinen Erörterungen, zu denen die Befunde das Material boten, können nicht in voller Ausführlichkeit gegeben werden, sie sollen in Zusammenhang in einer grösseren Arbeit er-

scheinen. Aufgabe der folgenden Arbeit soll es sein, nur einige Resultate der Untersuchungen, soweit sie bis jetzt vorliegen, kurz zusammen zu fassen.

Die Fragestellung bei der ganzen Untersuchung ist kurz folgende:

Zeigt das Auge der Wassersäugetiere Anpassungen an seine Lebensbedingungen, die es in den Stand setzen, sich den verschiedenen, seiner Funktion ungünstigen Bedingungen gegenüber zu erhalten, die das Wasserleben bietet? Und wenn solche Anpassungen vorhanden sind: Lässt sich ihre Entstehung noch ontogenetisch nachweisen?

Entsprechend der doppelten Fragestellung war auch der Weg der Untersuchung ein doppelter.

I. Der vergleichend anatomische Weg.

Die anatomischen Befunde, welche die Augen der erwachsenen Wassersäugetiere bieten, werden unter dem Gesichtspunkte der Zweckmässigkeit betrachtet, und mit den Augen der Landsäugetiere verglichen. Die prinzipiellen Abweichungen müssen als Anpassungen an das Wasserleben betrachtet werden.

II. Der entwicklungsgeschichtliche Weg.

Der Entwicklungsgang des Auges der Wassersäugetiere zeigt wieder unverkennbare Abweichungen von dem der Landsäugetiere; und diese Abweichungen zielen darauf hin, das embryonale Auge, das noch sehr viele Ähnlichkeiten mit einem terrestrischen Säugetierauge hat, allmählig in ein fertiges Wassersäugetierauge umzubilden.

Wenn wir versuchen, die Anpassung des Auges an das Wasserleben darzustellen, so müssen wir uns zunächst darüber klar werden, welche Reize denn im Wasser in anderer Weise auf das Auge einwirken, als in der Luft.

Der funktionelle Reiz für den dioptrischen und rezipierenden Apparat des Auges ist das Licht, seine Wirkung muss zunächst darauf gerichtet sein, die dioptrischen Verhältnisse so zu gestalten, dass überhaupt scharfe Bilder an irgend einer Stelle im Auge entstehen können, weiter aber muss der rezipierende Apparat, also die Netzhaut, gerade

an diese Stelle der scharfen Bilder, d. h. in die Brennfläche der optisch wirksamen Medien des Auges gelegt werden, da die Bilder nur unter dieser Bedingung auch scharf aufgefasst werden können.

Im Wasser gestalten sich nun die dioptrischen Verhältnisse wesentlich anders, als in der Luft; ein für diese eingestelltes Auge könnte, wenn man es in Wasser bringt, nicht mehr seiner Funktion gerecht werden, denn die Brennweite des Systems der brechenden Medien hat sich verändert, sie ist grösser geworden, und wenn vorher scharfe Bilder auf der Netzhaut entstanden, so müssten sie jetzt an einer andern Stelle, nämlich hinter der Netzhaut entstehen, d. h. sie könnten nicht mehr scharf aufgefasst werden, das Auge würde hypermetropisch werden.

Ist dies bei den Wassersäugetieren thatsächlich der Fall, oder hat hier eine Anpassung an die optischen Verhältnisse stattgefunden? Das ist die erste Frage, die sich uns aufdrängt.

Von viel allgemeinerer Bedeutung sind aber zwei andere Gruppen von Reizen, die beim Wasserleben nicht nur auf das Auge, sondern auf den ganzen Organismuss einwirken, es sind die thermischen und hydrostatischen Verhältnisse, welche sich im Wasser ganz anders als in der Luft gestalten.

Das Wärmeleitungsvermögen des Wassers ist viel höher, als das der Luft. Der innere Leitungscoëfficient ist für Wasser gleich 0,0924 (Winkelmann 1874, 21 p. 599), für Luft 0,003348 (Stefan 1872, 21 p. 600) also mehr als 27 Mal so gross. Gegen den gewaltigen Wärmeverlust, den die Tiere hierdurch erleiden würden, schützen sie sich durch eine mächtige Speckschicht am ganzen Körper. Das Auge aber muss in direkter Berührung mit dem äusseren Medium stehen, und wir müssen uns daher die Frage vorlegen, wie es dieses empfindliche Organ zustande bringt, sich gegen eine dauernde Abkühlung unter die Grenzen der normalen Körpertemperatur zu schützen.

Max Weber erhebt mit Unrecht Zweifel dagegen, dass die Speckschicht als ein Wärmeschutz anzusehen sei, da ja auch die Wale der tropischen Meere und Flüsse sie besitzen. Aber auch diese Tiere der warmen Meere bedürfen bei dauerndem Leben im Wasser des Wärmeschutzes nötig, denn es kommt nicht so sehr auf die absolute Höhe oder Tiefe der Temperatur des Meeres an, als vielmehr darauf, dass die Wale eine Eigentemperatur haben, die höher ist, als die des Wassers.

Das Auge der Landsäugetiere hat an Druck- und Zugkräften nur den Augenmuskeln stand zu halten, und bei der leichten Beweglichkeit des Bulbus und der geringen Stärke der Muskeln sind diese Zugkräfte nur unbedeutend. Anders bei den Wassersäugetieren. Der hydrostatische Druck auf die Vorderfläche des Bulbus erreicht bei den Tieren, die in erheblichere Tiefe tauchen können, eine sehr bedeutende Grösse; aber auch das Auge jener, die sich an der Oberfläche aufhalten, wird mitunter in ganz enormer Weise an Druckfestigkeit in Anspruch genommen. Wenn ein Wal mit der Geschwindigkeit eines Torpedobootes die Flut durchschneidet, so bedarf seine ganze Körperoberfläche, zu der ja auch die Vorderfläche des Auges gehört, einer grossen Festigkeit, um den Anprall des Wassers aushalten zu können.

In weit geringerem Umfange als die thermischen und hydrostatischen Reize wirkt noch eine Gruppe von Reizen auf das Säugetierauge beim Übergange zum Wasserleben ein. Die hydromechanischen und chemischen Reize des Seewassers.

Bei den Landsäugetieren ist das Auge in steter Berührung mit der Luft, die, abgesehen von den zahlreichen Schädlingen für das Auge, die sie in Form von Staub und Mikroorganismen beständig auf Cornea und Conjunctiva trägt, auch stets die Gefahr des Austrocknens für das Auge mit sich bringt. Diese letztere Gefahr fällt im Wasser fort, dagegen bleibt die Frage offen, ob eine direkte Einwirkung des Seewassers mit seinen mancherlei chemischen

Stoffen nicht für die Cornea und Conjunctiva höchst nachteilig sein könnte und besondere Schutzvorrichtungen gegen eine solche chemische oder osmotische Wirkung nötig machen sollte. Dass bei einer direkten Berührung der Cornea und Conjunctiva eine osmotische Wirkung auf dieselben ausgeübt werden müsste, wird sehr wahrscheinlich, wenn man erwägt, dass das Meerwasser eine Salzlösung von etwa 3 bis 4 % darstellt, während eine physiologische Kochsalzlösung, die den Geweben isothonisch ist und also keine osmotische Wirkung ausübt, 0,6 bis 0,9 % stark ist.

Fassen wir das eben Gesagte zusammen, so wird es darnach unsere Aufgabe sein, die Besonderheiten, die das Auge der Wassersäugetiere von dem der Landsäugetiere unterscheiden unserem Verständnis dadurch näher zu bringen, dass wir sie darstellen als Produkt:

1. Optischer Anpassung.
2. Thermischer Anpassung.
3. Hydrostatischer Anpassung.
4. Hydrodynamischer und chemischer Anpassung.

In welcher Zusammensetzung diese vier Faktoren, die teils in derselben, teils in entgegengesetzter Richtung wirken, an der charakteristischen Ausgestaltung der Augen der verschiedenen Wassersäugetiere beteiligt sind, das zu analysieren soll versucht werden.

Es ist schon a priori wahrscheinlich, dass eine solche Analyse des Baues des Auges als Erfolg der Wirkung äusserer Bedingungen nicht ohne Rest aufgehen wird. Wir werden in die Lage kommen, für Eigentümlichkeiten des Auges zwar ihren prinzipiellen Nutzen auffinden zu können, während wir keinen hinreichenden Grund dafür angeben können, warum die Durchführung des Prinzips das eine Mal in dieser, das andere Mal in einer andern Weise variiert ist. In solchen Fällen müssen wir uns zunächst daran erinnern, dass die Wassersäugetiere nicht eine monophyletische Gruppe darstellen, sondern, dass hier von vier verschiedenen Stämmen Reihen ausgehen, die in ihrem Körperbau durch die Anpassung an das Wasserleben convergieren. Aus dem ganz

verschiedenartigen Material, das bei dem Übergang zum Wasserleben vorhanden war, mussten unter der Wirkung der veränderten funktionellen Reize, vermöge der verschiedenen specifischen Energieen der verschiedenen Tiergruppen, auch verschiedene Produkte hervorgehen.

Endlich bleibt uns als letzte „Erklärung“ noch übrig auf innere Bedingungen zu recurrieren, auf die Correlation der Teile des Körpers, den Einfluss, den das Ganze auf seine Teile ausübt. Auf ein näheres Verständnis dieser Erscheinungen müssen wir vorläufig verzichten.

Wir werden aber bei der Analyse auch in die Lage kommen, dass wir uns aus den anatomischen Befunden überhaupt keine Vorstellung machen können, welche Bedeutung diese oder jene Eigentümlichkeit für das lebende Auge hat. Das wird z. B. besonders bei den Teilen des dioptrischen Apparates der Fall sein, wo nur die Kenntnis der physikalisch-optischen Constanten des Auges uns Klarheit verschaffen kann. Auch über manche physiologische Eigentümlichkeiten der lebendigen Substanz des Auges, z. B. in Bezug auf Reizbarkeit, können wir nur Vermutungen auf Grund von Analogien aufstellen; gerade die spezifischen Eigenschaften der untersuchten Augen, die sicher von sehr hoher Bedeutung für das Sehen der Tiere sind, kennen wir nicht, und sind hier daher leicht Fehlschlüssen ausgesetzt.

Die Cornea.

Die Hornhaut hat als erstes lichtbrechendes Medium, das die Lichtstrahlen auf ihrem Wege durchs Auge zu passieren haben, bei den verschiedenen Säugetieren eine sehr verschiedene Bedeutung. Beim Menschen und den Affen überwiegt ihre brechende Kraft die der Linse, beim Menschen z. B. verhält sich ihre Brennweite (31,2 mm) zu der der Linse (49,2 mm) wie 1 : 1,6 (nach Matthiessen 20 p. 53). Bei den übrigen Landsäugetieren hat die Linse den Hauptanteil an der Erzeugung des Netzhautbildes, bei der Katze verhalten sich z. B. die Brennweiten von Cornea und Linse

wie 1 : 0,79 (Matthiessen 20 p. 53), aber die Hornhaut dient doch als wesentliche Unterstützung der Linse. Anders bei den Wassersäugetieren. Der Brechungsindex der Hornhaut ist bei allen daraufhin untersuchten Tieren fast der gleiche, und etwa gleich dem des Kammerwassers. Beim Menschen beträgt er 1,3771, beim Seiwal (Balaenoptera borealis) nach Matthiessen (20 p. 71) 1,3762. Da nun der Brechungsindex des Seewassers fast eben so gross ist, so fällt im Wasser die Hornhaut vollkommen als brechendes Medium fort. Matthiessen macht hierüber folgende Angaben:

„Es ist für Süsswasser n = 1,3335, für Seewasser von etwa 2 % Salzgehalt 1,3393 und für das Kammerwasser gleich 1,3360. Demnach wird das Hornhautsystem der Süsswasserfische wie eine sehr schwache Collectivlinse und das der Seefische, wie eine sehr schwache Dispersivlinse. So ist z. B. beim gemeinen Delphin (Phocaena) der Krümmungsradius der Hornhaut gleich 17,0 mm, mithin die hintere Brennweite 6800 mm; es kann also der Brechwert $1/\varphi$ vollständig vernachlässigt werden.“ (17 p. 521).

Die Wölbung der Cornea ist also für Wassertiere optisch von keiner Bedeutung, auch für die thermischen Verhältnisse dürfte keine bestimmte Form der Hornhaut besondere Vorteile bieten. Wohl aber wirken die mechanischen Reize in einer ganz bestimmten Richtung. Soll ein Gewölbe möglichst widerstandsfähig gegen Druck gemacht werden, so wird dies, ceteris paribus, dadurch zu erreichen sein, dass man es flach konstruiert, besonders bei der Form der Widerlager, die hier in der Sclera gegeben sind. Es ist ein allgemeiner bautechnischer Grundsatz, dass eine Kraft, deren Richtung aus dem Widerlager herausfällt, eine Gefahr für das Gebäude werden kann, dass dagegen eine Kraft, deren Richtung in das Widerlager hereinfällt, gut fundiert ist. Bei der Form der Sclera ist es klar, dass die Druckrichtung bei einer stark gewölbten Cornea in das Innere des Bulbusraumes hereinfallen müsste, dass sie dagegen bei flachem Cornealgewölbe in die Sclera hineinfällt, also gut fundiert ist.

Die Grösse der Cornea im Verhältnis zu der des Bulbus ist, wie Grossmann und Mayerhausen angeben (12 p. 234), insofern optisch von Bedeutung, als unter sonst gleichen Verhältnissen bei grösserem Cornealbogen die peripheren Netzhautpartien mehr Licht durch die Pupille empfangen. Für Wassertiere, die bei schwächerem Licht sehen müssen, ähnlich wie die Nacht- oder Dämmerungstiere, ist daher eine grosse Cornea sicher von Nutzen. So finden wir denn auch die relativ grössten Hornhäute unter den Wirbeltieren bei den typischen Wasserwirbeltieren, den Fischen, bei ihnen beträgt das Verhältnis des Cornealdurchmessers zum Bulbusdurchmesser 1,3 bis 1,5 (Leuckhart 13 p. 208).

Während aus optischen Gründen eine möglichst grosse Cornea für die Wassertiere wünschenswert erscheint, wirken die thermischen und mechanischen Reize zusammen in entgegengesetzter Richtung auf die Hornhaut ein.

Ein Gewölbe, und ein solches stellt die Hornhaut doch dar, ist um so tragfähiger, je geringer seine Spannweite ist, hier wird also eine Verkleinerung von Nutzen sein und ebenso ist es für ein homöothermes Tier viel leichter, eine relativ kleine Cornea auf Körpertemperatur zu erhalten, als eine grosse, wenn nicht besondere Einrichtungen getroffen sind, die auch auf grössere Entfernung vom Cornealrande hin eine lebhafte Wärmezufuhr ermöglichen. Ein Sinken der Temperatur der Cornea ist sicher von Nachteil. Schon 1857 zeigte Kunde (8), dass sich beim Frosch Cornea und Linse in der Kälte trüben, 1899 untersuchte von Michel (30) diese Erscheinung von neuem und fand, dass die Trübung durch Wasseraustritt aus den eiweissreichen Geweben des Auges entsteht. Mit einer Trübung der Cornea ist aber das ganze Auge wertlos.

Die Dicke der Cornea scheint optisch von keiner Bedeutung zu sein, da ja der Brechungsindex der Hornhaut fast gleich dem des Kammerwassers ist. Desto mächtiger wirken die mechanischen Reize bestimmend auf die Dickenausbildung ein. Wir sahen vorher, wie das Corneagewölbe dadurch tragfähiger gemacht wurde, dass es flach konstruiert

und möglichst klein gemacht wurde. Nun tritt noch ein wichtiger Faktor hinzu, die Verdickung der Cornea. Um ein Gewölbe zu verstärken braucht man nur an den Widerlagern Verstärkungen anzubringen, der Scheitel des Gewölbe wird nicht verstärkt und so mit möglichst geringem Materialaufwand möglichst viel erreicht.

Das ist auch das Ziel, das in der Natur immer angestrebt erscheint, und so erklärt es sich, warum die Hornhäute der Wassertiere am Rande mächtig verdickt sind, während die Hornhautscheitel dünn bleiben. Wir haben hierin eine Anpassung an die Druckverhältnisse des Wassers zu sehen.

Für Fische stellte 1883 Berger das Vorhandensein der Randverdickung fest, er sagt (14 p. 102) „bei den Selachiern und den Teleostiern erscheint die Hornhaut in der Mitte auf $^1/_4$ bis $^1/_5$ verdünnt!

Diese Ausführungen mussten vorausgeschickt werden, bevor der Versuch gemacht werden konnte, die spezifischen Eigentümlichkeiten der Hornhäute der verschiedenen Wassersäugetiere zu analysieren.

Die Hornhäute der Pinnipedier sind relativ gross, die grössten unter allen Wassersäugetieren, ihre Durchmesser verhalten sich zu denen der Bulbi wie 1 : 1,43 bis 1 : 1,7. Eine solche Grösse erfordert aber besondere Einrichtungen für den Wärmeschutz und diese sind in der That vorhanden. Die Landsäugetiere haben bekanntlich zwischen den Cornealamellen feine Lymphspalten, durch welche ein nur langsamer Lymphstrom cirkuliert, hat er doch nur die Aufgabe, die Durchsichtigkeit, die Krümmung und das Volumen der Hornhaut aufrecht zu erhalten. Leber sagt (25 p. 151) „Es muss an dem optischen Apparat des Auges viel mehr nach Einrichtungen gesucht werden, welche den unveränderten Bestand erhalten, als nach lebhaften Ernährungszuflüssen für welche hier kein Bedürfnis ist.“

Bei den Wassersäugetieren liegt aber das Bedürfnis nach reichlicher Versorgung mit körperwarmer Lymphe vor,

zwar nicht der stärkeren Ernährung wegen, wohl aber zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur. Die kleinen spaltenförmigen Lymphräume der Landsäugetiere setzen infolge der sehr bedeutenden Reibung an der relativ sehr grossen Wandfläche dem Lymphstrom einen mächtigen Widerstand entgegen. Soll nun eine lebhafte Cirkulation der Lymphe in der Cornea stattfinden, so wären zwei Möglichkeiten vorhanden. Es müssten entweder die Druckkräfte, welche die Lymphcirkulation gesteigert, oder die Widerstände der Lymphspalten herabgesetzt werden. Die erste denkbare Lösung des Problems wäre für eine so rein lokale Beschleunigung der Lymphströmung, wie sie hier erforderlich ist, wohl wenig rationell. Praktischer erscheint die zweite Lösung, die einfach durch Vergrösserung der Lymphspalten, deren Zahl vermindert wird, den Widerstand herabsetzt und so bei gleichem Druck im Lymphsystem lokal eine gesteigerte Cirkulation zur Folge hat.

Die letztere Lösung ist nun thatsächlich im Pinnipedierauge realisiert. Wir können die Ausbildung dieser Eigentümlichkeit Schritt für Schritt verfolgen.

Macrorhinus leoninus, die Elephantenrobbe, die noch einen guten Teil ihres Lebens am Lande zubringt, hat eine Cornea, die in ihrem Bau, mit ihren engen spaltenförmigen Lymphräumen, ganz dem der Landsäugetiere entspricht. Die übrigen Pinnipedier dagegen zeigen alle in verschiedener Ausbildung grosse röhrenförmige Lymphwege. Die Cornealamellen liegen ganz ohne Lücke fest aneinander, an den grossen Lymphröhren weichen sie auseinander, und ziehen so weiter.

Wir müssen diese Entwicklung der Lymphwege als eine Anpassung an die thermischen Verhältnisse des Wassers ansehen.

Als mechanische Anpassung an den Wasserdruck dürfen wir die flache Form der Cornea auffassen. Auch hier nähert sich die Elephantenrobbe am meisten den Landsäugetieren, ihre Cornea ist relativ erheblich höher als die der anderen

Pinnipedier. Grossen Druck haben ja die Pinnipedieraugen meist nicht auszuhalten, nur ein Tier unter ihnen taucht erheblich, das Walross, und bei diesem treten auch die mechanischen Anpassungen am stärksten hervor, besonders in der Dicke der Cornea. Bei der relativen Grösse der Hornhaut muss ihre Festigkeit durch Verdickung des Gewölbes erreicht werden. Und in der That hat unter allen von mir untersuchten Wassersäugetieren das Walross die relativ dickste Cornea. Der Rand ist relativ 16 Mal so dick, wie bei der Elephantenrobbe, der Scheitel noch etwa sechs Mal so dick, und während bei der Elephantenrobbe die ganze Cornea gleichmässig dick ist, ist beim Walross der Rand 3,5 Mal so dick als der Scheitel, wie oben erwähnt eine höchst praktische Art der Gewölbeverstärkung.

Augen von erwachsenen Sirenen konnte ich leider nicht untersuchen, und kann also diese Ordnung in dem vergleichend-anatomischen Teil der Arbeit nicht berücksichtigen.

Die Bartenwale haben eine sehr kleine Cornea, die kleinste unter den untersuchten erwachsenen Wassersäugetieren, doch ist es nach den Befunden an Sirenen-Embryonen sehr wahrscheinlich, dass diese Tiere eine relativ noch kleinere Cornea besitzen.

Das Verhältnis des Cornealdurchmessers zum Bulbusdurchmesser schwankt bei den Bartenwalen in horizontaler Richtung zwischen 2,48 und 3,45, in vertikaler zwischen 3,26 und 4,3. Man sieht hieraus gleichzeitig, dass die Hornhäute hier nicht kreisförmig sind, wie bei den Pinnepediern, sondern die Form mit der Längsaxe horizontal gestellter Ellipsen von erheblicher Excentricität haben. Diese geringe Grösse, die als mechanische und thermische Anpassung aufzufassen ist, macht eine besondere Ausbildung des Lymphsystems überflüssig, die Erwärmung vom Rande und der Vorderkammer aus genügt, und wir finden dementsprechend nur enge Spalträume zwischen den Lamellen der Cornea. Ungemein flach sind die Hornhäute der Bartenwale, die flachsten von allen Wassersäugetieren. Die grösste

Gewölbehöhe hat noch der Buckelwal (Megaptera boops), sie beträgt 1/19,4 der Bulbusaxe, die geringste der Blauwal (Balaenoptera musculus[1]) bei dem sie nur 1/27 der Bulbusaxe misst. Es tritt hier die Bedeutung der absoluten Grösse eines Tieres deutlich hervor. Der Buckelwal ist der kleinste der untersuchten Furchenwale, der Blauwal der grösste. Für die Festigkeit eines Gewölbes ist aber seine absolute Spannweite von Bedeutung, und sie ist bei Megaptera am kleinsten, man kann sich leicht vorstellen, dass ein solches kleineres Gewölbe, auch wenn es nicht so flach konstruiert ist, doch dieselbe Tragfähigkeit hat, wie das flachere, dafür aber auch weiter gespannte Gewölbe beim Blauwal. Der Finwal, der in der Grösse zwischen den beiden anderen steht, zeigt auch in Bezug auf die Corneahöhe mit 1/23 einen Mittelwert.

Die Konstruktion der Bartenwalcornea zeigt das Gegenstück zu der des Walrosses. Bei der erheblichen Grösse der Walrosscornea musste ihre Festigkeit durch mächtige Verdickung erreicht werden, bei den Bartenwalen macht die relative Kleinheit des Corneagewölbes eine so excessive Verdickung unnötig. Die Randdicke beträgt relativ nur etwa $^1/_4$ von der des Walrosses, die Scheiteldicke etwa $^1/_3$. Auch die Verdickung des Randes gegenüber dem Scheitel, ist geringer, sie beträgt nur etwa das 2,5 fache, beim Walross das 3,5 fache.

Wieder andere Verhältnisse zeigen die Zahnwale. Bei der grossen Geschwindigkeit, mit der sie schwimmen, bei der Fähigkeit mancher in enorme Tiefen zu tauchen, taucht doch der Hyperoodon nachweisslich hunderte von Metern tief, muss ihre Cornea ganz vorzüglich auf Druckfestigkeit konstruiert zu sein. Da überrascht es zunächst, wenn man Hornhäute findet, die erheblich grösser sind, als jene der Bartenwale. Auch sie haben elliptische Gestalt und das

[1]) Die Namen sind nach den endgültigen Benennungen von Kükenthal (32) gegeben.

Verhältnis ihrer Durchmesser zu den Bulbusdurchmessern schwankt in horizontaler Richtung zwischen 1,67 und 2,7, in vertikaler zwischen 2,6 und 3,1. Der Grund, weshalb bei so mächtiger Beanspruchung auf Druckfestigkeit doch eine ziemlich bedeutende Hornhautgrösse gewahrt wird, dürfte ein optischer sein. Je tiefer ein Tier taucht, um so geringer wird die Beleuchtung, bei der es sehen muss, gerade in diesen dämmrigen Tiefen aber sucht z. B. der Hyperoodon seine aus Tintenfischen bestehende Nahrung, gerade hier ist also das Sehen für ihn von grösstem Wert, und da wie wir oben hörten, die Grösse der Cornea insofern für die optischen Verhältnisse von Wichtigkeit ist, als die peripheren Netzhautteile bei grösserem Cornealbogen mehr Licht erhalten, müssen wir darin, dass die Cornea nicht stärker verkleinert ist, eine Anpassung an das Sehen bei sehr schwacher Beleuchtung in grossen Tiefen erblicken.

Die Grösse der Cornea macht wieder besondere Einrichtungen zur Erwärmung notwendig, und auch hier werden sie nach demselben Prinzip angelegt, das wir schon bei den Pinnipedieren durchgeführt fanden. Die Zahnwale haben grosse zahlreiche Lymphröhren. Am Cornearande ist ihr Querschnitt kreisrund, im Scheitel aber elliptisch, die grosse Axe der Ellipse läuft parallel der Corneaoberfläche. Auch das Prinzip der Randverdickung bei relativ geringer Verdickung des Scheitels ist uns schon als mechanische Anpassung bekannt, sie tritt hier ganz besonders stark auf. Beim Braunfisch (Phocaena communis) überwiegt die Randdicke um das 3,5fache, beim Dögling (Hyperoodon rostratus) um das Vierfache und beim Weisswal (Delphinapterus leucas) gar um das Siebenfache die Scheiteldicke. Die relativen Dicken sind nicht ganz so bedeutend, wie beim Walross, aber grösser als bei allen anderen Pinnipedieren.

Es bleibt hier noch eine Anpassung zu erwähnen, die das Hornhautepithel aufweist.

Bei den Bartenwalen ist nicht wie bei den Landsäugetieren eine glatte oberflächliche Schicht des Corneaepithels verhornt, sondern von dieser verhornten Schicht aus gehen verhornte Zapfen zwischen den lebenden, tiefen Epithelzellen hindurch und verbinden sich, an der Basis kegelförmig verbreitert, mit der Elastica anterior.

In anderer Weise tritt die Verhornung bei den Zahnwalen auf, hier sind sämtliche Zellen des Hornhautepithels bis zu den tiefsten Schichten hinunter, umgeben von einem Maschenwerk von verhornter Substanz, das sich einerseits mit der Elastica anterior, andererseits mit der oberflächlichen verhornten Schicht verbindet.

Die Bedeutung dieser Ausdehnung der Verhornung kann kaum zweifelhaft sein. Kükenthal hat gezeigt, dass die Epidermis durch Ausbildung mächtiger Epithelzapfen sich gewissermassen im Unterhautgewebe verankert, um nicht bei der mächtigen Reibung, die sie auszuhalten hat, wenn das Tier schwimmt, abgerissen zu werden. Dasselbe Prinzip kommt hier zur Anwendung. Die verhornte Schicht, die bei Landtieren glatt auf den tieferen lebenden Zellschichten aufliegt, würde bei rascher Bewegung abgerissen werden, die Hornhautzapfen, oder das Maschenwerk von Hornsubstanz verankert die Hornschicht an der Elastica anterior und hält sie so fest.

Die vergleichend-anatomische Betrachtung hat uns eine Reihe von Charakteren als Anpassungen an die Lebensbedingungen des Wassers auffassen lassen, es bleibt nun zu untersuchen, ob die Entwicklungsgeschichte eine Stütze für diese Auffassung liefert, ob wir das Auftreten der Anpassungen, das phylogenetisch sicher mächtige Zeiträume in Anspruch genommen hat, in dem verkürzten Gange der Ontogenie erkennen können.

Das Verhältnis der Grösse der Cornea zu der des Bulbus ist ein Wert, der in der Entwicklung des menschlichen Auges, und damit also wahrscheinlich auch bei den übrigen Landsäugetieren ungemein konstant, fast völlig gleich für

alle Stadien ist, wie 1884 L. Königstein fand (16). Bei den Wassersäugetieren aber sind in der Entwicklung durchweg die Hornhäute grösser, als beim erwachsenen Tier. Am geringsten ist der Unterschied noch bei den Pinnipediern, aber auch hier übertreffen die Hornhäute der Embryonen von 10 bis 12 cm. Länge, die der erwachsenen nicht unerheblich. Für die erwachsenen wurde als Verhältniszahl angegeben: 1,43 bis 1,7, für die beiden untersuchten Embryonen von Phoca groenlandica und Odobaenus rosmanus beträgt das Verhältnis bezw. 1,22 und 1,47. Auch die Wölbung ist ungleich stärker beim Embryo als beim erwachsenen Tier, beim Embryo von Phoca ist die Cornea relativ fast dreimal so hoch, als beim erwachsenen Seehund. Noch grösser ist der Unterschied bei den Walen. Beim Finwal beträgt das Verhältnis des vertikalen Corneadurchmessers zum vertikalen Bulbusdurchmesser 3,667, beim Embryo von 20 cm. Länge 1,455. Und um noch ein Beispiel für die Zahnwale zu nennen, ist das Verhältnis beim erwachsenen Weisswal 3,14, beim jüngsten Embryo von 3,75 cm. Länge dagegen 1,084, die Cornea also relativ fast dreimal so gross, als beim Erwachsenen.

Die Verkleinerung der Cornea im Laufe der Entwicklung ist eine Erscheinung, die wir bei den Landsäugetieren nicht finden, ihr constantes Auftreten bei allen Wassersäugetieren berechtigt uns, diese Eigentümlichkeit als eine Anpassung an das Wasserleben, wie wir vorher sahen, an die thermischen und hydrostatischen Verhältnisse desselben aufzufassen. Was die Dicke der Cornea anlangt, so hat bekanntlich der Mensch eine geringe Randverdickung, bei allen andern daraufhin untersuchten Landtieren dagegen ist der Scheitel die dickste Stelle, der Rand ist verdünnt (Koschel 15). Es ist eine gewiss interessante Thatsache, dass die enorme Randverdickung, die fast allen Wassersäugetieren eigen ist, erst im Laufe der Entwicklung ein Stadium ersetzt, das in seinem Verhalten ganz dem der Landsäugetiere entspricht. Bei allen jungen Embryonen findet man den Hornhautscheitel viel dicker, als den Rand. Als auffallendstes Beispiel er-

wähne ich nur den Weisswal. Beim Erwachsenen ist der Rand siebenmal so dick, als der Scheitel, beim jüngsten Embryo (Länge 3,75 cm.) dagegen der Scheitel mehr als doppelt so dick, wie der Rand.

Die Auffassung, dass die Randverdickung der Cornea eine Anpassung an das Wasserleben, und zwar an die hydrostatischen Verhältnisse desselben sei, wird also durch die entwicklungsgeschichtlichen Befunde nachdrücklich bestätigt.

Die Sclera.

Die Funktion der Sclera ist erheblich einfacher, als die der Cornea; sie ist eine rein mechanische und besteht nur darin, dem Bulbus eine feste Form zu verleihen. Die Dicke der Sclera ist dementsprechend bis zu einem gewissen Grade von der absoluten Grösse eines Tieres, jedenfalls von der seiner Orbita, abhängig, denn ein grösseres Tier hat grössere, stärkere Augenmuskeln, deren Zug gegenüber die Sclera in erster Linie formbeständig bleiben muss. So finden wir unter den Landsäugetieren die dicksten Sclerae beim Elephanten und Pferd und den übrigen Arten mit grossen Augen (Leuckart 13 p. 196).

Unter diesem Gesichtspunkte müssen wir wohl auch die Sclerae der Pinnipedier betrachten, denn der Funktion gerecht zu werden, die die Sclerae der Wale übernommen hat: Formbeständigkeit gegen hohen Wasserdruck, dazu scheint ihre Sclera durchaus ungeeignet, denn gerade im Äquator, wo der vordere Bulbusteil wie ein Gewölbe auf den Augengrund sich aufsetzt, wo man also verstärkte Widerlager für diese Gewölbe erwarten müsste, gerade hier ist die Sclera derart verdünnt, dass sie am conservierten Auge Falten zeigt und zusammenfällt, mit Ausnahme des Walrossauges, das, entsprechend der Lebensweise des Tieres, gegen höheren Wasserdruck resistent erscheint, und bei dem die äquatoriale Verdünnung nur schwach hervortritt.

Welchen Zweck mag die äquatoriale Verdünnung haben?

Für die Beantwortung dieser Frage ist vielleicht die Beobachtung von Wert, dass die verdünnte äquatoriale Zone gerade in der Fläche des knöchernen Orbitalringes liegt; der ganze vordere Bulbusteil ist in Fett- und namentlich auch in Muskelpolster eingebettet. Sicher ist er in dieser Lage häufig Zerrungen ausgesetzt. Wäre er fest mit dem Augengrunde verbunden, so würden sich diese Zerrungen leicht im Gebiet der Retina bemerkbar machen, was höchst nachteilig für das Sehen wäre. Die Retina reicht aber nur bis zum Äquator, hier geht sie in das Epithel der Ciliar-Fortsätze über. Wenn nun der vordere Bulbusabschnitt, der keine rezipierenden Elemente enthält, infolge der äquatorialen Verdünnung gelenkartig gegen den Augengrund verschiebbar ist, so hat eine Zerrung dieses Teils für das Sehen nichts zu bedeuten.

Dieser Erklärungsversuch soll übrigens nur mit grösster Reserve gewagt werden, ob er das Richtige trifft, lässt sich zur Zeit nicht entscheiden.

Wesentlich klarer liegen die Verhältnisse bei den Walen. Auch ihre Sclera hat einen Bezirk, in dem sie erheblich verdünnt ist. Es ist hier aber nicht die äquatoriale Zone, sondern vielmehr der vor dem Äquator gelegene Sulcus corneae, den die Verdünnung trifft.

Das mechanische Prinzip, das dieser Einrichtung zu Grunde liegt, die bei den beiden Ordnungen der Wale getroffen ist, ist nicht schwer einzusehen. Wir sahen vorher bei Betrachtung der Cornea, dass eine flache Cornea dem Druck gegenüber viel widerstandsfähiger ist, als eine stark gewölbte. Dasselbe Prinzip kommt hier zur Anwendung. Das vor dem Äquator gelegene Segment des Bulbus, ist bei den meisten Tieren nicht viel schwächer gewölbt, als der Augengrund, bei den Walen aber ist die Wölbung dieses Teils, der hier in seiner ganzen Ausdehnung dem Sulcus cornea entspricht, ungemein flach.

Betrachten wir die schon im Äquator mächtig dicke Sclera als das Widerlager, über das der Sulcus corneae gewölbt ist, so haben wir wieder ein flaches Gewölbe, mit

starken Widerlagern und dünnem Gewölbescheitel, dessen Druckrichtung in das Widerlager hineinfällt, also gut fundiert ist.

Dieses Flacherwerden des prääquatorialen Bulbus-Segmentes lässt sich schon beim Walross feststellen, offenbar auch als Anpassung an höheren Wasserdruck. Die übrigen Pinnipedieraugen weichen nicht sehr von der Kugelform ab, die Höhe des prääquatorialen Segmentes verhält sich z. B. bei der Elephantenrobbe zur Tiefe des Augengrundes wie 1 : 1,03, beim Walross dagegen wie 1 : 1,75, das ist aber immer noch eine erhebliche Höhe im Vergleich zu der des Verbindungsteils beim Finwal, bei dem das Verhältnis 1 : 4,88 beträgt, oder gar beim Dögling, bei dem es bis auf 1 : 5,2 sinkt.

Auch bei der Sclera bietet wieder die Entwicklungsgeschichte eine wichtige Ergänzung der vergleichenden Anatomie.

Die Sclera der Pinnipedier zeigt insofern auch in der Entwicklung den gleichen Habitus, wie in ausgebildetem Zustande, als die äquatoriale Verdünnung sowie die Lage der dicksten Stelle, die bald vor, bald hinter dem Äquator liegt, grosse Schwankungen aufweist. Wichtiger erscheint die Form der Sclera. Der Bulbus von Phoca ist in fertigem Zustande fast kugelrund, beim Embryo von 10 cm. Länge aber, ist er ellipsoidisch gestaltet, wie der von Macrorhinus, dem am meisten den Landtieren genäherten Vertreter der Pinnipedier.

Bei den Bartenwalen ändert sich das Bild. Beim Embryo von 20 cm. Länge erkennt man unschwer eine äquatoriale Verdünnung wie bei den Pinnipediern, diese schwindet aber, und nun wird der Sulcus corneae die dünnste Stelle der Sclera. Ungeheuer ist das relative Dickenwachstum des Augengrundes; beim erwachsenen Finwal ist dis Sclera dort relativ sechsmal so dick als beim Embryo von 20 cm. Länge. Der Sulcus corneae dagegen verdickt sich nur ganz unbedeutend, fast gar nicht.

Bei den Zahnwalen, als Beispiel wähle ich Hyperoodon rostratus dem Dögling, ist eine äquatoriale Verdünnung nicht nachweisbar. Im Äquator ist auch beim Embryo von 15,8 cm. Länge die Sclera ebenso dick, wie im prääquatorialen Segment, während aber der Sulcus corneae sich nur wenig verdickt und etwa dieselbe relative Dicke erreicht wie bei den Bartenwalen, verdickt sich der Äquator ganz ungleich stärker und ist relativ fast dreimal so dick wie bei den Bartenwalen.

Die Bedeutung dieser mächtigen Verstärkung der Widerlager des Gewölbes, das der Sulcus corneae bildet, kann wohl nur in einer Erhöhung der Tragfähigkeit gesehen werden, und wir haben hier eine Anpassung an den hydrostatischen Druck der grossen Tiefen, vor uns, in die der Dögling hinabtaucht.

Die Optikus-Scheide.

Im Anschluss an die Sclera mag sogleich ein Teil des Auges behandelt werden, der bei den Walen eine höchst eigenartige Ausbildung erfahren hat, die Optikus-Scheide.

Der Sehnerv ist wie bekannt, umhüllt von einem dichten Geflecht, von Ciliararterien, die durch ungeheuer straffes Bindegewebe verbunden, ein Gewebe von grosser Festigkeit darstellen. Vom Foramen opticum aus begleitet diese Scheide den Sehnerv, breiter und breiter werdend und setzt endlich mit grosser Fläche an den Bulbus an, dringt auch teilweise in ihn ein. Wie auf einer Säule ruht der Bulbus auf der Optikusscheide, mit der er fast unbeweglich verbunden ist. Ein gewaltiger Unterschied gegenüber dem Augapfel der Landtiere, der von einem, wie eine Gelenkpfanne wirkenden Lymphraum umgeben, sich leicht, fast ohne Reibung bewegen kann. Dass der Bulbus der Wale irgend welcher Bewegung fähig wäre, scheint mir gänzlich ausgeschlossen. Die Bedeutung der festen Stütze des Augapfels ist leicht einzusehen, wäre sie nicht vorhanden, so würde der in weiches, blutreiches Gewebe eingesenkte Bulbus

bei rascher Bewegung oder tiefem Tauchen, unbedingt in die Tiefe der Orbita hineingedrückt werden. Abgesehen von allem andern würde dann das Auge durch die Zerrung, die der Sehnerv dabei erleiden müsste, funktionsunfähig werden. Der Verlust der Beweglichkeit, der mit der Erwerbung der Stützen verbunden war, erscheint ausgeglichen durch die Lage und andere eigentümliche Verhältnisse des Bulbus, die ich erst in meiner ausführlichen Arbeit besprechen werde. Von Interesse ist, dass beim Grönlandshai (Laemargus bornealis) der in mehr als 1000 m Tiefe lebt, eine Einrichtung getroffen ist, die unter Erhaltung der Beweglichkeit des Bulbus, ihm doch eine Stütze gewährt. Es entspringt hier in der Nähe des Foramen opticum eine Knorpelspange, die in der Axe der Orbita sich erstreckend, an ihrem vorderen Ende eine Gelenkpfanne trägt. In dieser bewegt sich der Bulbus, dessen hinterer Teil verknorpelt ist und die Form eines Gelenkkopfes hat, als freie Arthrodie. Der Opticus tritt seitwärts an den Bulbus heran. Das Prinzip ist ganz das gleiche, das Auge wird davor bewahrt, in die Tiefe der Orbita hineingedrückt zu werden.

In der Art und Weise wie das Geflecht der Ciliargefässe in die Sclera eindringt, zeigen Barten- und Zahnwale sehr bedeutende Verschiedenheiten.

Bei den Bartenwalen ist in der ganzen Umgebung des Opticus die Sclera trichterförmig ausgehöhlt. Die Höhlung ist ausgefüllt mit Ciliargefässen, von diesen gehen im Umkreis des Opticus die hinteren Ciliararterien zur Chorioidea indem sie in feinen Röhren die Sclera durchsetzen. Ausserdem aber hat der Plexus noch zwei Ausläufer, die in horizontaler Richtung weit in die Sclera vordringen, bis gegen den Äquator hin. Oben und unten fehlen diese Ausläufer völlig, trotzdem müssen hier aber Röhren in der Sclera ausgespart bleiben, die es der oberen und unteren Vena vorticosa möglich machen, den Bulbusraum zu verlassen. Diese Röhren sind nur dünn und treten ohne den grossen Plexus der Ciliargefässe zu erreichen, bald aus der Sclera aus. Die horizontalen Vortexvenen verlaufen in den Ausläufern des Plexus.

Der Grund für diesen grossen Unterschied im Verlauf ist ein rein mechanischer. Der Bulbus hat die Form eines Ellipsoides, ein solcher Körper aber hat zwei Indifferenzzonen in denen sich alle Kräfte gegenseitig aufheben, ganz wie die abscheerenden Kräfte im Innern der Röhrenknochen. So wie bei diesen die Markhöhle, werden auch hier diese Räume ausgespart. Die Indifferenzzonen liegen aber in der Richtung der grossen Axe also horizontal, und zwar in der Brennlinie des Ellipsoides. Da die Sclera durch zwei Ellipsoide begrenzt ist, deren Axen gegeneinander verschoben sind, würde eine genaue Berechnung der Indifferenzzone wohl schwierig sein; sie ist aber auch für unsern Zweck überflüssig, da schon ohne zahlenmässige Berechnung angegeben werden kann, dass die Gegend der Ausläufer des Plexus eben die der Indifferenzzonen sein muss. In der Richtung der Kleinaxe giebt es keine solche Zone und so ist hier nur der für die Vortexvenen absolut notwendige Raum aufgespart.

Bei den Zahnwalen finden wir keine solchen Plexusausläufer, auch die trichterförmige Einsenkung in der Umgebung des Opticus ist viel enger. Der Grund, weshalb hier die Ausläufer, auch die horizontalen, fehlen, liegt wohl darin, dass die Bulbi der Zahnwale nicht so excentrisch sind, wie die der Bartenwale. Es verlaufen hier alle vier oder fünf Vortexvenen als feine Röhren unmittelbar unter der Oberfläche der Sclera und verlassen sie bald. Eine Andeutung der horizontalen Ausläufer ist übrigens doch vorhanden. Nahe dem hinteren Augenpol ist die Sclera ziemlich stark elliptisch und hier dringt nasal und temporal vom Opticus der Plexus der Ciliargefässe allerdings nur wenige mm tief in die Sclera ein.

Die Drüsen des Auges.

Die alte Controverse, ob die Wale eine Thränendrüse besitzen, wie Rapp (5) behauptet, oder ob sie ihnen gänzlich fehlt wie Weber (19) auf Grund seiner Untersuchungen

annimmt, löst sich wohl in der Weise, dass physiologisch betrachtet allerdings keine von den Drüsen, die ihr Sekret in den Conjunktivalsack ergiessen, den geringsten Anspruch darauf hat, als Thränendrüse bezeichnet zu werden, dass aber an der Stelle, an der bei andern Tieren die Thränendrüse liegt, am temporalen Augenwinkel, auch bei den Walen eine Drüse vorhanden ist.

Zur Stütze dieser Anschauung will ich meine, allerdings nicht sehr umfassenden, Beobachtungen, anführen, die nur an Embryonen, die in Serien zerlegt waren, gemacht wurden.

Bei einem Embryo vom Balaenoptra rostrata von 20 cm. Länge war sowohl am nasalen wie am temporalen Augenwinkel je eine gut ausgebildete Drüse feststellbar: Die Anlagen der Harderschen Drüse und der Thränendrüse. Zwischen beiden fehlen zusammenhängende Drüsenanlagen, nur ganz vereinzelt sind einige kleine Drüsenschläuche an der Basis der Nickhautanlage vorhanden und eine Anzahl Einzeldrüsen mündet auf der Innenfläche der Lider. Von der Anlage eines Ductus nasolacrimalis ist keine Spur zu bemerken.

Der jüngste untersuchte Embryo eines Zahnwales, ein Weisswalembryo von 3,75 cm. Länge, zeigt noch gar keine Drüsenanlagen.

Sehr stark sind sie dagegen bei den Embryonen von 20 bis 30 cm. Länge. Auch hier sind Hardersche- und Thränendrüse stark ausgebildet, es überwiegt in der Entwicklung die Haderiana. Die Verbindung der beiden grossen Drüsen bildet ein starkes subconjunktivales Drüsenstratum.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei einem Embryo von Hyperoodon rostratus, der 15,8 cm. lang ist, auch hier finden sich die beiden grossen Augendrüsen und dazwischen Conjunktivaldrüsen. Aus diesen Daten geht schon hervor, dass eine Thränendrüse entwicklungsgeschichtlich angelegt wird, wenn wir also beim erwachsenen Tier keine mehr finden, so muss sie entweder atrophiert sein, oder sie muss eine andere Funktion übernommen haben. Letzteres ist nun

thatsächlich der Fall. Soweit ich mich an dem herausgeschnittenen Bulbus eines erwachsenen Hyperoodons davon überzeugen konnte, nimmt die Anzahl der Austührgänge gegen den temporalen Augenwinkel durchaus nicht ab, es liegen dort eben so gut Drüsen, wie im ganzen Bereich des Fornix conjunktive, aber diese Drüsen liefern wie Weber angiebt, ganz dasselbe fettige Sekret, wie die Hardersche Drüse. Es hat also ein Funktionswechsel stattgefunden und zwar in der Weise, dass die Drüse, welche topographisch der Thränendrüse entspricht, nicht mehr das wässrige Sekret dieser Drüse, sondern das fettige der Harderschen Drüse liefert.

Wir müssen hierin entschieden eine Anpassung an das Wasserleben sehen. Das wässrige Sekret der Thränendrüsen mischt sich ohne weiteres mit dem Seewasser, würde diesem also gestatten, bis an die Cornea und Conjunctiva vorzudringen und so wie wir oben sahen chemisch oder osmotisch auf dieselbe zu wirken. Ein fettiges Sekret mischt sich nicht mit dem Wasser, es füllt den Conjunktivalsack und schützt Cornea und Conjunctiva wirksam vor dem Seewasser. Der Funktionswechsel der Thränendrüse ist also eine Anpassung an die hydrodynamischen und chemischen Verhältnisse des Wassers.

Die mächtige Entwicklung der Drüsen an den Augen der Wassersäugetiere lässt auf eine reichliche Produktion von Sekret schliessen, das überflüssige wird einfach durch das Seewasser entfernt, besondere Thränenableitungswege sind nicht vorhanden, ebenso wenig wie bei den Pinnipediern. Dieser veränderte Modus der Entfernung des Secretes der Augendrüsen macht auch die glandulae tarsales Maibomi überflüssig, sie haben ja die Funktion die Liderränder fettig zu erhalten und so ein Überfliessen der Thränen zu verhüten.

Der Lidapparat.

Mit der Erwähnung der Maibom'schen Drüsen haben wir schon einer Eigentümlichkeit der Lider gedacht. Der Lidapparat ist bei den Walen in einer höchst charakteristischen

Weise entwickelt. Bei den Landtieren ist die Lidspalte, welche veränderlich ist, länger als der Durchmesser der Cornea. Vom Auge erscheint nicht nur die Hornhaut, sondern auch ein Teil der Sclera. Bei den Walen aber kann man eigentlich gar nicht von einer Lidspalte sprechen, es ist eine Lidöffnung von ganz bestimmter, unveränderlicher Gestalt vorhanden, annähernd elliptisch und nur so gross, dass die Hornhaut sichtbar ist. Betrachtet man das Lid eines Finwales, bei dem selbst durch gewaltsamstes Zerren kaum eine geringe Veränderung in der Form der Lidöffnung zu wege bringen kann, so kann man keinen Augenblick darüber im Zweifel sein, dass selbst ein starker Orbicularis oculi nicht imstande ist diese Lidöffnung nennenswert zu verkleinern, ebensowenig wie starke Palpebralmuskeln sie erheblich erweitern können.

Auch beim Braunfisch liegen die Verhältnisse ganz ähnlich, und wenn auch hier dem ganzen Lidapparat die gigantischen Dimensionen fehlen, die der Finwal aufweist, so erscheinen doch auch bei ihm die Lider so stark, dass an eine Bewegung durch die zur Verfügung stehenden Muskelkräfte nicht gedacht werden kann.

Es wird wieder unsere Aufgabe sein, in den biologischen Bedingungen, unter denen die Wale leben, den Schlüssel für das Verständnis dieser seltsamen Verhältnisse zu finden.

Die Funktion der Lider ist bei den Landsäugetieren eine recht mannigfaltige. Durch ihren reflektorischen Schluss halten sie Schädlinge vom Auge ab. Vor blendendem Licht können sie das Auge schützen, indem der Lidspalt verengt wird, und ihr länger dauernder Schluss gewährt durch Fernhaltung des Lichtes der Netzhaut die Möglichkeit sich zu erholen. Gerade in der Beweglichkeit liegt bei den Landsäugetieren die Hauptbedeutung der Lider. Und auch die Grösse der Lidspalte, die mehr als nur das durchsichtige corneale Segment des Bulbus unbedeckt lässt, ist von grosser Bedeutung, da bei der Beweglichkeit des Augapfels die Hornhaut bald an dieser bald an jener Stelle der Lidspalte

steht, wodurch das Blickfeld des einzelnen Auges ganz bedeutend vergrössert wird.

Nun sahen wir aber vorher, dass der Augapfel des Wals unbeweglich in seiner Lage fixiert ist, für ihn ist also eine grosse Lidspalte von keinem Wert, für die Vergrösserung des Gesichtsfeldes; dagegen brächte sie im Wasser den Nachteil, dass ein unnötig grosser Teil des Bulbus in direkter Berührung mit dem äusseren Medium stünde, und so erheblichen Wärmeverlust erleiden müsste. Die geringe Grösse der Lidöffnung der Wale, und ihre Form, die der Cornea entspricht, stellen also Anpassungen an die thermischen Verhältnisse des Wasserlebens dar, vielleicht auch an die hydromechanischen und chemischen Verhältnisse, indem durch die kleine Lidöffnung nur wenig Wasser mit dem reichlichen Sekret der Augendrüsen in Verbindung tritt, und so nicht die Gefahr vorliegt, dass einmal die ganze Menge des Sekrets vom Wasser fortgespült und dadurch die Cornea und Conjunktiva schutzlos der Wirkung des Seewassers ausgesetzt werden.

Hiermit ist aber noch nicht die Unbeweglichkeit der Lider verständlich geworden.

Wenn man auch annehmen will, dass die reichliche Sekretsabsonderung dem Auge genügenden Schutz gegen flottierende Schädlinge gewährt, so bliebe doch noch die Funktion der Lider übrig, als Blende bei wechselnder Beleuchtung zu dienen. Diese Funktion hat aber beim Wal ein anderer Teil des Auges, die Iris, in viel ausgedehnterem Masse übernommen, als es bei Landsäugetieren der Fall ist. Doch muss ich in Bezug auf die nähere Ausführung dieser Angabe aut meine ausführliche Arbeit verweisen.

Die Entwicklungsgeschichte der Lider bietet insofern nichts neues, als alle die Teile, die ihnen im Vergleich zum Lide der Landsäugetiere fehlen, Tarsus, Meibom'sche Drüsen, Cilien, Schweissdrüsen, auch entwicklungsgeschichtlich nicht mehr auftreten. Höchstens könnte man eine Schicht strafferen Bindegewebes, die der conjunktivalen Lidfläche genähert liegt, als eine Anlage des Tarsus auffassen, doch wage ich

dies nicht mit Sicherheit zu behaupten. Neu ist in der Entwicklung das Auftreten zahlreicher Einzeldrüsen auf der ganzen Innenfläche der Lider, so dass nicht nur vom ganzen Fornix conjunctivae, sondern auch von der ganzen Conjunctiva palpebrarum aus, sich Sekret in den Conjunktivalsack ergiesst. Die Bedeutung dieses Drüsenstratums liegt wohl neben der sekretorischen Funktion in einer sekundären Eigenschaft der Drüsen, in der Wärmeproduktion, die hier zu einem wirksamen Wärmeschutz werden kann.

Die Form der Lider weist bei Zahn- und Bartenwalen entwicklungsgeschichtlich einen durchgreifenden Unterschied auf, der für phylogenetische Betrachtungen nicht unwichtig ist.

Bei Zahnwalen bestehen zwischen der Anlage des Ober- und Unterlides keine bedeutenden Unterschiede, das Oberlid ist etwas dünner als das untere, aber sonst ihm durchaus ähnlich.

Anders bei den Bartenwalen. Beim Embryo von Balaenoptera rostrata stellt das Unterlid eine starke, plumpe, im Querschnitt dreieckige Falte dar, das Oberlid dagegen hängt wie ein breiter dünner Vorhang vor dem Auge herunter, es ist 3,6 Mal so breit wie das Unterlid.

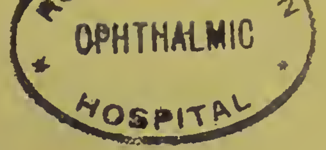
Wie erklärt sich eine so mächtige Verbreiterung des oberen Lides?

Um sie zu verstehen müssen wir zunächst die Lage der Augenaxe bei den verschiedenen Wassersäugetieren betrachten.

Die Richtung der Augenaxe.

Bei den meisten Pinnipediern ist die Augenaxe schräg nach oben gerichtet, beim Walross horizontal; und nach oben gerichtet ist sie auch bei den Sirenen.

Anders dagegen bei den Walen. Beim Braunfisch liegt sie fast horizontal, hat aber auch schon eine geringe Neigung nach unten und noch mehr beim Weisswal und Dögling, bei letzterem beträgt schon beim Embryo von 15,8 cm. Länge die Neigung nach unten etwa 40°.



Der Embryo von Balaenoptera (Länge 20 cm.) zeigt gleichfalls die starke Neigung der Augenaxe nach unten.

An dieser Drehung nach abwärts hat nun offenbar bei den Bartenwalen der Fornix conjunctivae nicht oder doch nicht vollständig teilgenommen. Die Verlegung der Lidspalte ist vielmehr in der Weise vor sich gegangen, dass das Unterlid schmäler, das Oberlid dagegen breiter und breiter wurde.

Der Fornix conjunctivae hebt sich bei grösseren Embryonen schon äusserlich deutlich als fast genau kreisförmige Linie ab, die Lidöffnung liegt nun nicht etwa in der Mitte dieses Kreises, sondern ganz im untereren Teil desselben.

Bei den Zahnwalen tritt das eigenartige Verrutschen der Lidöffnung nicht ein, vielleicht lagen ihre Augen schon sehr tief am Kopf, als sie zum Wasserleben übergingen, oder was wahrscheinlicher ist, der Fornix conjunctivae hat bei ihnen die Verschiebung mitgemacht. Einen Grund dafür warum bei den Bartenwalen der Fornix sich nicht mit nach abwärts bewegt haben sollte, während er es bei den Zahnwalen gethan hätte, kann man in der Lage des knöchernen Daches der Orbita sehen. Bei den Bartenwalen reicht dasselbe bis dicht unter die Haut, und an ihr ist der Fornix superior fixiert. Bei den Zahnwalen aber ist der knöcherne Rand der Orbita tief unter die Oberfläche versenkt, der Fornix liegt in weichem Gewebe und es liegt kein Grund vor, warum er sich nicht nach abwärts bewegen könnte. Jedenfalls haben wir hier einen sehr bedeutenden Unterschied zwischen Barten- und Zahnwalen, der uns wieder deutlich die diphyletische Abstammung der Wale zeigt.

Wenn wir aber bei den beiden Ordnungen der Wale dieselbe Richtung der Augaxe finden, so liegt es nahe, sie für eine Anpassung an das Wasserleben zu halten, und diese Anschauung gewinnt noch mehr an Wahrscheinlichkeit, wenn wir von Johannes Müller (4) erfahren, dass ausser den Walen nur noch die Seeschildkröte eine nach unten geneigte Orbitalaxe hat.

Die Neigung der Augaxe nach unten vergrössert natürlich das Gesichtsfeld nach dieser Richtung, aber in demselben Masse wird es nach oben verkleinert, jedenfalls das theoretisch konstruierbare Gesichtsfeld, praktisch hat diese Verkleinerung wohl gar keine Bedeutung. Es kann von keiner biologischen Bedeutung für den Wal sein, zu sehen, was ausserhalb des Wassers vor sich geht, denn dahin kann er doch nie kommen. Die Hauptausdehnung seines Gesichtsfeldes liegt eben nach unten und von hier drohen ihm z. B. in den Angriffen der Haie auch wirklich Gefahren. Wenn es aber auch für ihn von Wert sein sollte, aus dem Wasser herauszusehen, er könnte es nur schwer, denn zahlreiche störende Lichteindrücke müssten in sein Auge gelangen, da ja die Oberfläche des Wassers als reflektierende Fläche wirkt. Da sie in steter Bewegung ist, stellt sie zwar keine spiegelnde Fläche dar, die Bilder erzeugen könnte, wohl aber wirft sie doch Strahlen ins Wasser zurück, die in den oberflächlichen Schichten sicher störend für ein Sehen in dieser Richtung sind. Auch ein anderes Moment, auf das ich in meiner ausführlichen Arbeit eingehen werde, spricht dafür, dass die Wale nach oben so gut wie gar nicht sehen.

Das Auge der Wale liegt ganz an der Seite des Kopfes, in einer Stellung, wie sie bei anderen Säugetieren kaum vorkommt. Hierin stimmen beide Ordnungen überein, und die Bedeutung dieser Lage ist wohl zunächst darin zu suchen, dass durch sie das Auge dem Anprall des Wassers nicht derartig ausgesetzt ist, wie es der Fall sein würde, wenn sie vorn am Kopfe lägen. Aber auch für das Gesichtsfeld ist diese Lage von Bedeutung. Da die unbeweglichen Bulbi nicht durch Drehung ihr Sehfeld vergrössern können, muss ihre Stellung so gewählt werden, dass sie beständig ein möglichst grosses Gesichtsfeld bestreichen. Das wird dadurch erreicht, dass der Bogen des binocularen Sehens ungemein verkleinert wird, vielleicht hört das binoculare Sehen überhaupt völlig auf, worüber wohl am besten eine Untersuchung der Decussatio nervorum optivorum Aufschluss geben könnte. Der Verkleinerung des Sehfeldes der Augen nach

vorne geht eine Erweiterung nach hinten parallel, so dass das gesamte Gesichtsfeld beider Augen doch sicher eine beträchtliche Grösse hat.

Die äusseren Beziehungen des Auges sind mit den vorstehenden Angaben keineswegs auch nur annähernd erschöpft, es soll aber vorläufig auf eine eingehendere Darstellung verzichtet werden. Dagegen möchte ich noch der Ausbildung gedenken, die das Corpus ciliare bei den Wassersäugetieren gewinnt.

Die Corpus ciliare.

Wegen der höchst bemerkenswerten Befunde, die der Ciliarkörper bietet, sei zunächst eine eingehendere Beschreibung der Verhältnisse gestattet, die sich aber nur auf Pinnipedier und Bartenwale beziehen soll, da die Untersuchungen über die ciliare Muskulatur der Zahnwale noch nicht zum Abschluss gebracht werden konnten.

Das Corpus ciliare ist im Pinnipedierauge ausgezeichnet durch eine, aus sehr straffem, fasrigem Bindegewebe bestehende Grundplatte bei Macrorhinus entwickelt, wo sie bis in den Bereich der Irismuskulatur vordringt und eine erhebliche Dicke aufweist. Bei den übrigen Pinnipediern tritt sie mehr gegen die stärker entwickelten Blutgefässe zurück.

Von den Muskeln des Ciliarkörpers ist der eigentliche circulär verlaufende Musculus ciliaris überall sehr schwach entwickelt, am besten noch bei Macrorhinus, doch besteht er auch hier nur aus wenigen Bündeln. Der meridional verlaufende Tensor chorioideae ist dagegen ziemlich stark entwickelt, bei Macrorhinus besteht er aus etwa 30 Bündeln, von 130 μ bis 170 μ Dicke, bei Phoca barbata ist er nicht in einzelne Bündel geteilt, sondern umgiebt im ganzen Umkreis den Ciliarkörper, ausserdem zeigt er im Äquator des Bulbus eine bedeutende Verdickung, so dass er hier, an der dünnsten Stelle der Sclera, seine grösste Dicke

mit 600 μ hat. Weniger stark ist der Muskel bei Phoca vitulina, wo er aus etwa 77 Bündeln oder Gruppen von Bündeln besteht, deren Dicke von 80 μ bis 180 μ schwankt. Nicht unerheblich im Verhältnis zur Kleinheit des Auges ist die Entwicklung des Muskels bei Odobaenus, wo er aus etwa 44 Bündeln von 100 μ Dicke besteht. Jedenfalls ist er bei Macrorhinus am schwächsten entwickelt, wo die Abstände seiner Bündel 3 bis 4 mm. betragen, stärker bei Odobaenus wo die Bündel 1,53 mm. von einander abstehen, und am stärksten bei Phoca, von denen Ph. vitulina die grösste Anzahl isolierter Bündel mit nur 1,2 mm. Abstand hat, während bei Ph. barbata überhaupt keine einzelnen Bündel mehr auftreten, sondern der Muskel im ganzen Umfange vorhanden ist. Die Zahl der Ciliarfortsätze schwankt um das Doppelte innerhalb der Ordnung, Odobaenus hat nur 60 Ciliarfortsätze, Phoca barbata 120, während Macrorhinus und Ph. vitulina 100 besitzen. Die Grösse des Ciliarkörpers, sowohl seine Länge, wie die Höhe der Fortsätze ist bei den Seehunden grösser, als beim Walross und der Elephantenrobbe. Bei Macrorhinus und Ph. vitulina sind die Flächen der Ciliarfortsätze völlig glatt, ohne secundäre Fältchen. H. Virchov sagt (19 p. 488) „Beim Seehund erreichen die mechanischen Charaktere im Bau der Falten die höchste Stufe.“ Bei Phoca barbata ist die ganze Fläche der Fortsätze mit kleinen niederen Fältchen besetzt. Einen eigenartigen Bau zeigen die Fortsätze beim Walross, hier ist der distale Teil der Fortsätze, der bei allen übrigen Pinnipediern verdickt und etwas gefältelt erscheint, unverdickt und vollkommen glatt, dagegen erheben sich proximal von der Fläche der Ciliarfortsätze in grosser Anzahl Fältchen von 90 μ Höhe und 50 μ Breite, die meridional verlaufen. Die spärlichen Angaben über Otaria (11) gestatten nur eine unvollkommene Vergleichung, die Zahl der Ciliarfortsätze beträgt 90 bis 100, also etwa wie bei Macrorhinus. Auf die Angabe, dass der Ciliarmuskel gut entwickelt sei, eine Angabe, die sehr interessant wäre, kann leider kein besonderes Gewicht gelegt werden, da in

der Beschreibung die circuläre Portion der Musculus ciliaris s. str., nicht von der meriodinalen dem Tensor chorioideae unterschieden ist und diese beiden sich wie gezeigt wurde, entgegengesetzt verhalten, der musculus ciliaris eine Reduction innerhalb der Ordnung erfährt, der Tensor chorioideae dagegen eine vermehrte Entwicklung.

Bei den Walen, von denen hier nur der Finwal näher berücksichtigt werden soll, haben die Ciliarfortsätze eine sehr eigenartige Form. In dem ganzen 12 mm. breiten Gürtel, der zwischen dem Ende der pars optica retinae und der Iriswurzel liegt, erscheinen die Ciliarfortsätze nur als ganz flache, schmale meridional verlaufende Fältchen, dann am Iriswinkel erheben sie sich plötzlich zu einer freien Höhe von 5 mm. Ihre Zahl beträgt 125 bis 130, sie sind ungeheuer dicht mit Fältchen besetzt und vollkommen ausgefüllt von einer Gefässschlinge, die für Bindegewebe so gut wie gar keinen Raum lässt.

Der Embryo von Balaenoptera rostrata zeigt einen eigenartigen Befund, er hat nicht, wie es sonst bei allen Säugetieren der Fall ist, einen Kranz von Ciliarfortsätzen, sondern man findet deren zwei, die hinter einander liegen und von denen jeder als aus einfachen Falten bestehend deutlich zu erkennen ist. Wir würden dieser embryologischen Thatsache ziemlich ratlos gegenüber stehen, wenn nicht eine Beobachtung von Eschrischt vorläge, der für Megaptera boops angiebt, dass auch hier der Kranz doppelt sei, es heisst dort (6 p. 596) „An meinen zwei alten Wallfischaugen scheint der Kranz der Fortsätze doppelt zu sein, indem vor jedem Fortsatze noch ein zweiter langer und sehr schmaler emporsteigt.“ Dieser eigenartige Befund deutet wohl darauf hin, dass eine vergleichende Betrachtung der erwachsenen Bartenwalaugen noch manches Interessante bieten wird, und dass selbst in dieser kleinen Säugetierordnung die Variabilität des Auges eine bedeutende ist.

Die auffallendste Thatsache, die am Ciliarkörper der Bartenwale konstatiert werden konnte, ist aber die, dass diesen Tieren jede Andeutung eines Ciliarmuskels

fehlt. Nicht nur die circulär verlaufende Portion, der schon bei den Pinnipediern so stark reduzierte Musculus ciliaris, fehlt hier gänzlich, es fehlt auch der meridional verlaufende Tensor chorioideae, dessen Stärke innerhalb der Ordnung der Pinnipedier mit steigender Anpassung an das Wasserleben zunahm.

Der ganze Ciliarkörper zeigt bei den Walen die deutlichsten Spuren der Reduktion, wie folgende Zahlen erläutern sollen. Die Länge der Ciliarfortsätze beträgt beim Seehund 1/3,1 der Bulbusaxe, die Höhe 1/11,7 des Durchmessers, beim Finwahl beträgt die Länge 1/16 der Bulbusaxe und die Höhe 1/23 des mittleren Bulbusdurchmessers. Die Ciliarfortsätze des Seehundes sind also relativ 5,2 mal so lang und doppelt so hoch als die des Finwals.

Um den Grund für diese Reduktion des Corpus ciliare einzusehen, müssen wir uns zunächst über die Funktion desselben klar werden.

Das Corpus ciliare hat zunächst zwei Funktionen, eine Stützfunktion, die durch den bindegewebigen Teil der Ciliarfortsätze versehen wird und weiter die Funktion, eine Ausbreitung von Gefässen zu ermöglichen (H. Virchow 19). Zur Stütze dient es besonders den Fasern der Zonula ciliaris, und dadurch indirekt der Linse, oder die Ciliarfortsätze erreichen den Linsenäquator und stützen sie so direkt. Die Bedeutung einer reichlichen Ausbreitung von Gefässen in den Ciliarfortsätzen ist wohl eine doppelte. Wie Rabl (31 p. 113) aus vergleichend anatomischen Gründen wahrscheinlich macht, besteht eine Aufgabe dieser Gefässe in einer Regulierung des intraocularen Druckes, derart, dass die Arterien des Ciliarkörpers durch die Contraktion des Musculus ciliaris, durch dessen Fasern sie hindurchtreten, verengt werden, während gleichzeitig der Abfluss durch die Venen frei bleibt, so dass das Volumen Blut, welches in den Fortsätzen vorhanden ist, von der Höhe des intraocularen Druckes abhängt und sich in dem Masse vermindert, wie dieser Druck steigt, ihn dadurch stets auf gleicher Höhe erhaltend. Dass in der That bei der Accommodation

keine reelle Steigerung des intraocularen Druckes stattfindet, haben Hess und Heine (27) experimentell nachgewiesen.

Eine weitere Funktion der Ciliarkörpergefässe besteht in der Transsudation des Kammerwassers, die natürlich um so lebhafter sein kann, je grösser die Fläche der Fortsätze, und die Menge der Gefässe ist.

Betrachten wir nun die Ciliarfortsätze der Pinnipedier unter den Gesichtspunkten, die die vorhergehenden Ausführungen über ihre Funktion bieten, so sehen wir, dass eine Funktion hier ganz wesentlich überwiegt, die mechanische Funktion, die an die Entwicklung des Bindegewebes gebunden ist, das hier bei weitem die Menge der Gefässe in den Fortsätzen überwiegt. Diese starke mechanische Ausbildung der Fortsätze stimmt gut mit der empirischen Regel überein, die Rabl (31 p. 112) giebt, indem er sagt: „Sie (die Ciliarfortsätze) müssen um so stärker entwickelt sein, je grösser, starrer, unnachgiebiger, je weniger elastisch die Linse ist.

Die Linse der Pinnipedier ist sehr gross, und da sie vollständig kuglig ist, so dass eine accommodative Vermehrung der Krümmung nicht mehr erfolgen kann, so ist es sehr wahrscheinlich, dass sie auch starr und wenig elastisch ist. Für eine Regulierung des intraocularen Druckes sind die Fortsätze sehr ungünstig gebaut, infolge des geringen Reichtums an Gefässen. Die Thatsache kann man in doppelter Weise deuten. Entweder findet im Pinnipedierauge keine Drucksteigerung statt, die kompensiert werden müsste, oder, die Drucksteigerung hat nicht die Folgen, wie beim Menschen, bei dem sie als Glaucom pathologisch auftritt.

Die Regulierung des intraocularen Druckes durch die Ciliarfortsätze bezieht sich besonders auf die Schwankungen, die der Druck infolge der Accommodation erleiden würde. Diese Quelle von Druckschwankungen fällt bei den Pinnipediern fort, da wie schon erwähnt, ihre Linse keiner accommodativen Krümmungsänderung fähig ist, dagegen ist das Auge im Wasser äusserem Druck ausgesetzt, der, wenn auch meist nicht gross, doch im Verhältnis zu den Druckwerten,

die im Innern des Auges vorkommen, immerhin erheblich ist. Am grössten ist dieser äussere Druck beim Walross, das am tiefsten taucht. Wäre es die Aufgabe der Ciliargefässe den Druck zu regulieren, so müsste gerade das Walross die am besten ausgebildeten Ciliarfortsätze haben, dies ist aber nicht der Fall, es hat im Gegenteil nur 60 Ciliarfortsätze, d. h. nur halb so viel wie Phoca barbata.

Wir kommen also zu dem Schluss, dass bei den Pinnipediern eine Steigerung des intraocularen Druckes (innerhalb gewisser Grenzen) keine nachteiligen Folgen für das Auge haben kann.

Wenn wir dies voraussetzen, können wir vielleicht auch zu einem Verständnis der vorher erwähnten Erscheinung gelangen, dass der Musculus ciliaris reduziert, der Tensor chorioideae dagegen stärker wird.

Beim Menschen und wohl bei den meisten Säugetieren besteht die Accommodation in einer Krümmungsänderung der Linse, die dadurch zustande kommt, dass der Musculus ciliaris die Zonula ciliaris umspannt. Bei der runden Pinnipedierlinse ist dieser Modus von vorneherein ausgeschlossen, und dem entspricht die geringe Ausbildung des Musculus ciliaris. Könnte nun nicht ein anderer Modus der Accommodation aufgetreten sein?

Th. Beer (28, 29) hat eine Reihe verschiedener Modi nachgewiesen, unter anderen den, dass durch Steigerung des Druckes in der hinteren Kammer die Linse gegen die vordere Kammer vortritt und so ihren Abstand von der Retina vergrössert, d. h. das Auge für die Nähe accommodiert (z. B. bei den Schlangen.)

Die Muskeln des Ciliarkörpers wären vielleicht imstande, den Druck im Glaskörperraum zu erhöhen, besonders die meridional verlaufenden Bündel, deren Zunahme innerhalb der Ordnung erwähnt wurde.

Eine solche Accommodation hätte natürlich für die Pinnipedier nur im Wasser Nutzen, denn in der Luft sind sie myop (Johnson 23), und eine Accommodation für die

Nähe hat daher keinen Wert für sie. Im Wasser aber, wo sie wahrscheinlich emmetrop sind, und ihrer Nahrung nachgehen, ist schärferes Sehen wohl für sie von Nutzen.

Während wir bei den Pinnipediern den mechanischen Charakter der Ciliarfortsätze in seltener Vollkommenheit ausgebildet fanden, haben die Wale, Barten- wie Zahnwale im Gegenteil Ciliarfortsätze, die zur Erfüllung einer mechanischen Funktion durchaus untauglich erscheinen. Es fehlt in ihrem Innern das Bindegewebe so gut wie vollständig, nur Gefässe erfüllen die Fortsätze und deuten darauf hin, dass in ihrer Entwicklung beim Wal die einzige Bedeutung der Ciliarfortsätze liegt.

Dieser Gefässreichtum scheint auf den ersten Blick dafür zu sprechen, dass den Ciliarfortsätzen beim Wal die Funktion der Regulierung des intraocularen Druckes zukommt. Wenn man aber die Grösse des Innenraumes des Bulbus mit dem Volumen der Ciliarfortsätze vergleicht, so erscheinen sie so winzig, dass eine solche Funktion nicht mehr denkbar ist. Um accommodative Drucksteigerungen kann es sich, wie wir gleich sehen werden, im Walauge nicht handeln, es kämen also nur Drucksteigerungen durch äussere Einwirkungen in Betracht, diese aber können bei der Geschwindigkeit, mit der der Wal zu schwimmen vermag, und bei den Tiefen, in die er taucht, wohl recht erheblich sein, eine Compensation solcher Druckschwankungen findet nicht statt, das Walauge ist ebenso wie das der Pinnipedier gegen intraoculare Druckschwankungen unempfindlich.

Das bisher über die Ciliarkörper Gesagte gilt für Zahn- und Bartenwale. Die folgenden Ausführungen nur für Bartenwale.

Den Bartenwalen fehlt jede ciliare Muskulatur, und wir sehen uns daher zu der Annahme gezwungen, dass die Bartenwale nicht accommodieren können. Es ist durch Th. Beer's ausgezeichnete Arbeiten über die vergleichende Physiologie der Accommodation wahrscheinlich geworden, dass vielen Tieren, die bei schwacher Beleuchtung sehen,

die Accommodation fehlt. Können wir dies Moment hier zur Erklärung heranziehen.

Ich glaube nicht ohne weiteres, denn gerade die Bartenwale leben wohl meist in ziemlich oberflächlichen Meeresschichten, in denen noch leidlich gute Beleuchtung herrscht. Doch möchte ich die Wirksamkeit dieses Faktors nicht gänzlich und vor Allem nicht prinzipiell in Abrede stellen, doch scheint für diesen speziellen Fall schon ein anderer Grund ausreichend.

Betrachtet man die Lage des Auges bei den Bartenwalen, so findet man, dass die Entfernung desselben von der Schnauzenspitze bei diesen Riesen des Meeres schon einige Meter beträgt. Für das Auge aber sind Strahlen, die von 5 Meter Entfernungen kommen, schon als parallel anzusehen. Der Wal muss also, um auch nur bis dicht vor seine Schnautzenspitze sehen zu können emmetrop sein. Für eine Accommodation, die ihn in den Stand setzte, auf geringere Entfernung, also Teile seines eigenen Körpers genau zu sehen, lässt sich eine biologische Bedeutung nicht denken. Dass die Wale thatsächlich annähernd emmetrop sind geht wohl aus Matthiessens Untersuchnngen hervor, der am frischen enncleirten Bulbus durchschnittlich eine Hypermetropie von + 0,63 D. fand (22 p. 95).

Schon diese Ausführungen, die das Thema noch bei weitem nicht erschöpfen, zeigen, wie fundamentale Abweichungen zwischen dem Bau des Auges der Wassersäugetiere und Landsäugetiere bestehen.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

1. 1810 Olbers: Bemerkungen über den Bau des Auges zweier Tiere aus dem Geschlechte der Wallfische. (Abhandl. d. physic.-med. Soc. Erlangen, Bd. I, p. 457.)
2. 1822 Mandt: De Observationibus in itinere Groenlandica factis. (Berolin Diss.)
3. 1825 F. Rosenthal: Ueber die Sinnesorgane der Seehunde. (Nova acta Carolina, Bd. IV, Bonn).
4. 1826 Johannes Müller: Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Tiere. (Leipzig.)
5. 1837 Wilhelm Rapp: Die Cetaceen zoologisch-anatomisch dargestellt. (Stuttgart u. Tübingen).
6. 1838 Eschricht: Beobachtungen an dem Seehundsauge. (Arch. f. Anat. u. Phys., p. 575—599).
7. 1849 Eschricht: Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Walltiere. (Leipzig).
8. 1857 Kunde: Notiz über den Einfluss der Kälte auf die Linse. (Arch. f. Ophthalm., Bd. 3 Abth. II, p. 275—277).
9. 1864 Ritter: Die Structur der Retina nach Untersuchungen über das Wallfischauge. (Leipzig).
10. 1872 Santi Sirena: Untersuchungen über den feineren Bau der Ganglienzellen und der Radialfasern an der Retina des Pferdes und des australischen Wallfisches. (Verhandl. d. Physik-med. Gesellschaft in Würzburg, neue Folge, Bd. II, p. 31—48).
11. 1874 James Murie: Researches upon the anatomy of the Pinnipedia (part. III). Descriptive anatomy of the Sea-lion (Otaria jubata). (Transact of the zool. Soc. of London Volume VIII, p. 501—582).
12. 1877 Grossmann u. Mayerhausen: Beitrag zur Lehre vom Gesichtsfeld bei Säugetieren.
13. 1878 Leuckart: Organologie des Auges. (In Gräfe-Sämisch Handbuch der gesamten Augenheilkunde, Bd. II).
14. 1883 E. Berger: Beiträge zur Anatomie des Sehorganes der Fische. (Morphol. Jahrb. V. VIII p. 97—168.)

15. 1883 Koschel: Über Form, Lage u. Grössenverhältnisse der Orbita, des Bulbus u. der Krystallinse unserer Haustiere. (Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde. Bd. II p. 53—79).
16. 1884 L. Königstein: Histologische Notizen. IV. das Wachstum des embryonalen Auges. (Arch. f. ophthal. Bd. 30 Abth. I, p. 141—144.
17. 1886 L. Matthiessen: Über den physikalisch-optischen Bau des Auges der Cetaceen u. Fische. (Pflügers Arch. Bd. 36, p. 521.)
18. 1886 Max Weber: Studien über Säugetiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. (Jena).
19. 1886 H. Virchow: Über die Form der Falten des Corpus ciliare bei Säugetieren. (Morphol. Jahrb. Bd. 11 p. 451.
20. 1891 L. Matthiessen: Die neueren Fortschritte in unserer Kenntnis von dem optischen Bau des Auges der Wirbeltiere (Festschrift f. H. v. Helmholtz zu seinem 70. Geburtstage.) (Hamburg u. Leipzig p. 51—111.)
21. 1893 P. Reis: Lehrbuch der Physik.
22. 1893 A. Matthiessen: Über den physikalisch-optischen Bau der Augen vom Knölwal (Megaptera boops Faber.)u. Finwal (Balaenoptera musculus). (Z. f. vergl. Augenheilk. Bd. VII p. 77—103.)
23. 1893 G. L. Johnson: Observation on the Refraction and Vision of the Seals Eye. (Proc. Z. Soc. London p. 719—723).
24. 1893 W. Kükenthal: Vergleichend-anatomische u. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. (Denkschriften der med. Naturw. Gesellsch. zu Jena Bd. III.)
25. 1894 Th. Leber: Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnis vom Flüssigkeitswechsel des Auges. (Merkel u. Bonnet. „Ergebnisse.") (Bad. IV p. 144—197.)
26. 1897 Th. Beer: Die Accommodation des Kephalopodenauges (Pflüger's Arch. Bd. 67 p. 541—586.)
27. 1898 C. Hess u. L. Heine: Arbeiten aus dem Gebiete d. Accommodationslehre IV. (Arch. f. Ophthalmol. Bd. 46, p. 243—276.)
28. 1899 Th. Beer: Die Accommodation des Auges bei den Reptilien. (Pflüger's Arch. Bd. 69 p. 507—568.)
29. 1898 Th. Beer: Die Accommodation des Auges bei den Amphibien. (Pflüger's Arch. Bd. 73 p. 501—534.)
30. 1899 v. Michel: Über den Einfluss der Kälte auf die brechenden Medien des Auges. Aus „Beiträge zur Physiologie" Festschrift zum 70. Geburtstage des Geheimrat Fick. (Ref. in Arch. f. Augenheilk. Bd. 40.)
31. 1900 Carl Rabl: Über den Bau u. die Entwicklung der Linse III. (Z. f. wiss. Zool. Bd. 67 p. 1—138.)
32. 1900 W. Kükenthal: Die Wale der Arctis. (Fauna arctica. Liefer. II Jena.)

Lebenslauf.

Ich, August Pütter, evangelisch, Sohn des Senatspräsidenten am Oberlandesgericht zu Breslau August Pütter, bin geboren am 6. April 1879 zu Stralsund. Von Ostern 1885 bis 1888 besuchte ich die Vorschule, und von da an bis Ostern 1893 das humanistische Gymnasium zu Marienwerder W/Pr. Meine weitere Ausbildung erhielt ich auf dem Gymnasium zu Neisse, das ich Ostern 1898 mit dem Zeugniss der Reife verliess. Von Ostern 1898 bis Ostern 1900 studirte ich in Breslau, im Sommer-Semester 1900 in Jena, und von da an wieder in Breslau Medizin und Naturwissenschaften, besonders Zoologie und Physiologie.

Meiner Militärpflicht „mit der Waffe" genügte ich vom 1. IV. bis 1. X. 1898 beim Infanterie-Regiment Nr. 51.

Während meiner Studienzeit nahm ich an den Vorlesungen und Uebungen folgender Herren Professoren und Dozenten teil:

Brefeld, Biedermann, Detmer, Flügge, Groenouw, Hasse, Ernst Haeckel, Heydweiller, Hürthle, Kükenthal, Ladenburg, O. E. Meyer, Müller (Jena), Pax, Peter, Ponfick, Rosen, Schaper, Stintzing, Thilenius, Verworn, Ziehen, E. H. Ziegler.

Allen diesen Herren bin ich zu Dank verpflichtet, besonders aber meinen beiden hochverehrten Lehrern Professor Kükenthal und Professor Verworn, die ich auch hier meiner steten Dankbarkeit versichern möchte.

Thesen.

1. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte haben nicht, wie Albert Fleischmann behauptet, das Ziel: gemeinsame Merkmale zur Aufstellung von Gattungsbegriffen abzuleiten; sie sind vielmehr Zweige der Lehre vom Leben, das sich nicht an Gattungsbegriffe kehrt.

2. Der Dimorphismus der Polypen ist innerhalb der Alcyonarien polyphyletisch entstanden.

3. Die Theorie der indirekten Wirkung des galvanischen Stromes auf die lebendige Substanz reicht ebensowenig wie die der kataphorischen Wirkung zur Erklärung der einschlägigen Thatsachen aus.

4. Das Auftreten von Photirorganen ist nicht an das Vorhandensein von Pigment gebunden.